中国生态农业学报 2017 年 5 月 第 25 卷 第 5 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, May 2017, 25(5): 708−719



**DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.160801**

祁虹, 段留生, 王树林, 王燕, 张谦, 冯国艺, 杜海英, 梁青龙, 林永增. 全生育期 UV-B 辐射增强对棉花生长及光合作用的影响[J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(5): 708−719

Qi H, Duan L S, Wang S L, Wang Y, Zhang Q, Feng G Y, Du H Y, Liang Q L, Lin Y Z. Effect of enhanced UV-B radiation on cotton growth and photosynthesis[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2017, 25(5): 708−719

# 全生育期 UV-B 辐射增强对棉花生长及光合作用的影响*

祁 虹[1], 段留生[2], 王树林[1], 王 燕[1], 张 谦[1], 冯国艺[1], 杜海英[1], 梁青龙[1], 林永增[1**]

(1. 河北省农林科学院棉花研究所/农业部黄淮海半干旱区棉花生物学与遗传育种重点实验室 石家庄 050051; 2. 中国农业大学农学院 北京 100083)

**摘 要:** 植物光合系统是 UV-B 辐射最初和最重要的作用靶标。本文在大田条件下进行紫外灯照射处理, 研究全生育期 UV-B 辐射增强(高于环境 20%和 40%)对棉花形态、干物质积累、光合色素和产量的影响, 并通过分析棉花主茎功能叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数, 探讨 UV-B 辐射增强影响棉花光合作用的机制。结果表明, UV-B 辐射增强抑制了棉花生长和干物质积累, 籽棉产量显著降低, 且 UV-B 辐射越强, 抑制作用越明显。随 UV-B 辐射的增强, 棉花主茎功能叶的净光合速率($P_n$)在各生育期均显著降低, 叶绿素含量呈先升高后降低趋势, 气孔导度($G_s$)和蒸腾速率($T_r$)未发生变化, 胞间 $CO_2$ 浓度($C_i$)反而升高, 说明 $P_n$ 下降主要由非气孔限制因素造成。对叶绿素荧光参数的分析表明, PSⅡ的最大光化学量子产率($F_v/F_m$)、实际光化学量子效率($\Phi_{PSII}$)、线性电子传递速率(ETR)和光化学淬灭系数($qP$)随着 UV-B 辐射的增强而降低, 非光化学猝灭系数(NPQ)则显著升高, 且各叶绿素荧光参数与 $P_n$ 变化均显著相关; 慢速弛豫 NPQ($NPQ_S$)及其在 NPQ 中的比例均随 UV-B 辐射的增强而显著提高, 表明 PSⅡ反应中心受损, 光化学效率降低。以上结果证明, 全生育期 UV-B 辐射增强降低了棉花的光合叶面积、叶绿素含量和净光合速率, 引起棉花生长与物质积累受抑, 产量降低。UV-B 辐射增强引起的光合速率下降与 PSⅡ反应中心遭到破坏密切相关。

**关键词:** UV-B 辐射增强; 棉花生长; 气体交换; 光系统Ⅱ(PSⅡ); 叶绿素荧光参数; 慢速弛豫 NPQ
**中图分类号:** S562 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2017)05-0708-12

## Effect of enhanced UV-B radiation on cotton growth and photosynthesis*

QI Hong[1], DUAN Liusheng[2], WANG Shulin[1], WANG Yan[1], ZHANG Qian[1], FENG Guoyi[1], DU Haiying[1], LIANG Qinglong[1], LIN Yongzeng[1**]

(1. Institute of Cotton Research, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Cotton in Huanghuaihai Semiarid Area, Ministry of Agriculture, Shijiazhuang 050051, China; 2. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** It has been shown that the thinning of ozone layer continuously enhances ambient ultraviolet-B (UV-B) radiation. En-

* 国家自然科学基金项目(31171491)和现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-18-21)资助
** 通讯作者: 林永增, 主要从事棉花栽培与生理生态研究。E-mail: zaipei@sohu.com
祁虹, 主要从事棉花栽培生理研究。E-mail: qihong83@126.com
收稿日期: 2016-09-07 接收日期: 2017-01-19

* This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31171491) and the Special Fund for the Industrail Technology System Construction of Modem Agriculture (CARS-18-21).
** Corresponding author, E-mail: zaipei@sohu.com
Received Sep. 7, 2016; accepted Jan. 19, 2017

hanced UV-B radiation influences the growth, development and metabolism of crops, of which photosystem is the initial and most important target. In this study, UV-B radiation was increased by 20% and 40% by using ultraviolet lamp during the whole growth period of cotton under field condition, and its effect on cotton morphology, dry matter accumulation, photosynthetic pigment content and seed cotton yield were analyzed. The influencing mechanism of enhanced UV-B radiation on photosynthesis was also investigated by determining gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters in functional leaves. The results showed that the growth of cotton stems, leaves and dry matter accumulation were significantly inhibited by enhanced UV-B radiation. The inhibition effects of enhanced UV-B radiation on cotton were more obvious at seedling stage than that at later growth stages. Seed cotton yield also remarkably decreased with increasing UV-B radiation. The contents of chlorophyll a ($Chl_a$) and chlorophyll b ($Chl_b$) increased under the treatment of 20% above ambient UV-B radiation and there was no change in $Chl_a/Chl_b$. When UV-B radiation increased to 40% above ambient UV-B radiation, $Chl_a$, $Chl_b$ and $Chl_a/Chl_b$ significantly decreased. With increasing UV-B radiation, net photosynthetic rate ($P_n$) of functional leaves on cotton main stem significantly decreased. Although there were no change in stomatal conductance ($G_s$) and transpiration rate ($T_r$) under 40% increase in UV-B radiation, while intercellular $CO_2$ concentration ($C_i$) increased, which indicated that the decline in photosynthesis was mainly caused by non-stomatal limitation factors. The results of chlorophyll fluorescence parameters analysis showed that with increasing UV-B radiation, maximum quantum efficiency ($F_v/F_m$), operating efficiency ($\Phi_{PSII}$), linear electron transport rate (ETR) and photochemical quenching ($qP$) of PSII remarkably decreased, but non-photochemical quenching (NPQ) increased. All the chlorophyll fluorescence parameters were significantly correlated with $P_n$ changes. Slowly relaxing NPQ ($NPQ_S$) and its proportion in NPQ significantly increased under enhanced UV-B radiation, which indicated that the photochemical efficiency of PSⅡ decreased as its reaction center was damaged by elevated UV-B radiation. The results demonstrated that photosynthetic leaf area, chlorophyll content and photosynthetic rate of cotton dropped under enhanced UV-B radiation during the cotton growth period. This inhibited cotton growth, material accumulation and seed cotton yield. Decrease in $P_n$ due to enhanced UV-B radiation was closely related with the destruction of PSⅡ reaction center.

**Keywords:** Enhanced UV-B radiation; Cotton growth; Gas exchange; Photosystem Ⅱ (PSⅡ); Chlorophyll fluorescence parameters; Lowly relaxing NPQ

近些年人类活动排放的氯氟烃类物质(chloro-fluoro-carbon, CFCs)使臭氧层变薄，导致到达地表的紫外线(主要是波长为 280~320 nm 的 B 区，简称 UV-B 辐射)不断增强[1-2]。目前南半球的 UV-B 辐射强度较 1979—1992 年水平提高 40%，而北半球则提高 14%[3]。由于氯氟烃类化合物半衰期长达 50~150 年[4]，地球上的生物还将长期遭受 UV-B 辐射增强的影响。

UV-B 辐射增强对植物以及整个生态系统的影响已经成为各国科学家关注的焦点。前人研究表明，UV-B 辐射可以攻击植物的 DNA[5]、蛋白质[6]和膜系统[7]，从而对植物的生长发育、生理代谢等多方面产生负面影响[8]。在植物的各种生理过程中，光合系统是 UV-B 辐射最初和最重要的作用靶标[9]。UV-B 辐射增强条件下，油菜(*Brassica campestris* L.)[10]、高粱[*Sorghum bicolor* (L.) Moench][11]、丹参(*Salvia miltiorrhiza* Bge.)[12]、水稻(*Oryza sativa* L.)[13]、玉米(*Zea mays* L.)[14]等作物的光合作用均受到了不同程度的抑制。光合作用的下降可能与光合色素含量减少[7]、光合酶活性受抑[15]以及光系统Ⅱ(photosystem Ⅱ complex, PSⅡ)效率降低[16]等有关。然而，这些结果绝大多数是从培养箱或温室试验中得到的。Booij-James 等[17]研究发现，在光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)为 50~200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 条件下，UV-B 辐射只增加 1.24 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.]PSⅡ中的 D1 和 D2 蛋白也会大量降解；而当 PAR 上升到 450~500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时，即使 UV-B 辐射提高 32~40 $kJ \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$，豌豆(*Pisum sativum* L.)PSⅡ的最大光化学效率($F_v/F_m$)与 PSⅡ的实际光化学效率($\Phi_{PSII}$)也没有发生显著变化[18]。这表明 UV-B 辐射对植物的伤害很大程度上取决于 PAR 的强度。而在培养箱或温室条件下, PAR 远低于大田环境, UV-B 辐射增强对植物和光合系统的伤害很容易被高估[19-20]。因此，在大田条件下研究全生育期 UV-B 辐射增强对作物光合系统和生长的影响具有重要的理论和现实意义。

棉花(*Gossypium hirsutum* L.)是重要的经济作物，对 UV-B 辐射增强非常敏感。在温室与大田条件下增强 UV-B 辐射，棉花均表现出株高变矮，叶面积减小，干物重下降[21-22]，叶绿素含量与光合速率降低[23-24]，产量与品质也显著下降[25]。但有关 UV-B 辐射增强影响棉花光合作用的机制尚鲜见报道。本文以棉花作为受试材料，在大田条件下，研究了全生育期UV-B辐射增强对棉花生长、物质生产、光合色素含量和产量的影响，并通过分析棉花叶片的气体交换参数和叶绿素

荧光参数变化探讨 UV-B 辐射增强影响棉花光合作用的机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

供试棉花材料选用转基因抗虫棉品种'中棉所41'。试验为 3 年, 2012—2013 年测定生长、发育等形态学指标, 2013 年测定叶片气体交换参数和叶绿素荧光参数, 2014 年测定荧光暗弛豫动力学。试验采取大田种植, 安排在河北省邢台市威县枣园乡东张庄村(36º56′N, 115º26′E)。试验田连续多年植棉, 一熟棉田, 土壤中等地力, 含有机质 8.53 g·kg$^{-1}$, 全氮 0.578 g·kg$^{-1}$, 有效磷 40.3 mg·kg$^{-1}$, 速效钾 124 mg·kg$^{-1}$。

试验设置 3 个处理: U0, 对照, 环境 UV-B 辐射强度; U1, 设计高于环境 UV-B 辐射强度 20%; U2, 设计高于环境 UV-B 辐射强度 40%。每行棉花上方悬挂 1 排紫外灯管(长 1.2 m, 中心波长 297 nm, 40 W), 用醋酸纤维素膜包裹以滤掉 280 nm 以下波段, 通过调整灯管高度控制到达棉花顶部的紫外辐射强度。分别于 2012 年 5 月中旬、6 月中旬、7 月中旬和 8 月中旬的晴天, 从 8:00 至 18:00, 每隔 15 min 测定 1 次棉花冠层环境 UV-B 辐射强度, 以时间为横坐标, UV-B 辐射强度为纵坐标绘制曲线并模拟方程, 以抛物线与 $X$ 轴的环绕面积作为试验地的环境 UV-B 辐射强度(kJ·m$^{-2}$·d$^{-1}$), 每月根据环境 UV-B 辐射强度变化调整各处理的辐射剂量, 2013 年和 2014 年的 UV-B 处理强度参照 2012 年的环境强度设定, 实际处理强度如表 1 所示。环境及各处理 UV-B 辐射强度使用紫外辐射计(环地牌, 北京师范大学光电仪器厂)测定 297 nm 处强度。UV-B 辐射增强处理从棉花三叶期开始, 至吐絮期结束, 每天照射 10 h (8:00—18:00), 阴天或下雨关闭紫外灯。每个处理设置 4 个重复, 采取完全随机设计排列, 每个重复棉花 4 行, 长度 3.6 m, 小区面积 10.8 m$^2$。试验采用覆膜直播, 大小行种植, 大行距 105 cm, 小行距 45 cm, 株距 22 cm, 密度 6.0 万株·hm$^{-2}$。

表 1 不同棉花生育期各处理的 UV-B 辐射强度
Table 1 UV-B intensity of each treatment in different cotton growth periods

| 处理 Treatment | | 生育期及其时间(月-日) Growth period and date (month-day) | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | 苗期—蕾期 Seedling to bud stage (05-15—06-15) | 蕾期—盛花期 Bud to full-bloom stage (06-15—07-15) | 盛花期—盛铃期 Full-bloom to full-boll stage (07-15—08-15) | 盛铃期—吐絮期 Full-boll to boll opening stage (08-15—09-15) |
| U0 | UV-B 强度 UV-B intensity (kJ·m$^{-2}$·d$^{-1}$) | 8.75 | 12.72 | 10.64 | 9.61 |
| | UV-B 增强 UV-B enhancement (%) | — | — | — | — |
| U1 | UV-B 强度 UV-B intensity (kJ·m$^{-2}$·d$^{-1}$) | 10.51 | 15.28 | 12.80 | 11.53 |
| | UV-B 增强 UV-B enhancement (%) | 20.10 | 20.10 | 20.30 | 20.00 |
| U2 | UV-B 强度 UV-B intensity (kJ·m$^{-2}$·d$^{-1}$) | 12.27 | 17.92 | 14.96 | 13.37 |
| | UV-B 增强 UV-B enhancement (%) | 40.20 | 40.90 | 40.60 | 39.10 |

### 1.2 测定方法

#### 1.2.1 生长、干物质积累和产量

分别于 2012 年和 2013 年的 6 月 5 日、6 月 25 日、7 月 15 日、8 月 5 日和 8 月 25 日, 调查各处理棉花的株高、节数和子叶节茎粗, 各小区分别连续调查 20 株, 取算术平均数; 同时随机取棉株 3 棵, 室内测定其果枝总长和叶片数, 用 SHY-150 扫描式活体面积测量仪测定棉花单株总叶面积, 计算叶面积指数(LAI)[26]:

$$\text{LAI}=\text{单株棉花叶片总面积}/\text{单株棉花所占土地面积} \quad (1)$$

将棉株分解, 地上部与根系分别烘干称重。计算棉花的相对生长速率(PGR)[27]:

$$\text{PGR}=(\ln W_2-\ln W_1)/(t_2-t_1) \quad (2)$$

式中: $W_1$ 和 $W_2$ 分别为时间 $t_1$ 和 $t_2$ 时的单株棉花干重。

9 月 10 日每小区连续调查 20 株棉花成铃数, 取平均数作为单株成铃数; 收获中部吐絮棉铃, 计算单铃重。

$$\text{籽棉产量}=\text{单株铃数}\times\text{密度}\times\text{单铃重}\times 0.85 \quad (3)$$

#### 1.2.2 气体交换参数及叶片叶绿素荧光参数测定

棉花叶片气体交换参数和叶绿素荧光相关参数采用 Li-6400 便携式光合仪测定。分别于 2013 年的棉花蕾期(6 月 24 日)、盛花期(7 月 15 日)、盛铃期(8 月 8 日)和吐絮期(8 月 27 日), 选择晴天上午 9:00—11:00 测定棉花主茎倒三叶的净光合速率($P_n$)、蒸腾速率($T_r$)、气孔导度($G_s$)和胞间 $CO_2$ 浓度($C_i$), 采用开放式气路, 光源由 LED 红蓝光源提供, 光强设定为 1 400 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$, 气体流量 500 μmol·s$^{-1}$。

在黎明前测定棉花主茎倒三叶的 PSⅡ初始荧光($F_o$)、最大荧光($F_m$); 在光适应状态下测定光下初始荧光($F_o'$)、光下最大荧光($F_m'$)和稳态荧光($F_s$)。计算以下 PSⅡ相关参数:

$$最大量子产量(F_v/F_m)=(F_m-F_o)/F_m \quad (4)$$

$$光化学量子效率(\Phi_{PSII})=(F_m'-F_s)/F_m' \quad (5)$$

$$线性电子传递速率(ETR)=PPFD\times\Phi_{PSII}\times0.84\times0.5 \quad (6)$$

$$光化学猝灭系数(qP)=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o') \quad (7)$$

$$非光化学猝灭系数(NPQ)=(F_m-F_m')/F_m' \quad (8)$$

高等植物 NPQ 可以分为两部分: 高能态猝灭(hight energy state quenching, $qE$)和光抑制猝灭(photoinhibitory quenching, $qI$)[28]。棉花叶片的 NPQ 组成采用荧光暗弛豫动力学进行分析, 参照 Griffiths 和 Maxwell 的方法[29], 有所改动。将 NPQ 分解为两部分, 快速弛豫 NPQ(rapidly relaxing NPQ, $NPQ_F$), 代表 $qE$; 缓慢弛豫 NPQ(slowly relaxing NPQ, $NPQ_S$), 代表 $qI$。将充分光适应的棉花主茎倒三叶放入 Li-6400 便携式光合仪荧光叶室, 在黑暗条件下每隔 5 min 打一次饱和光(1 500 μmol·m$^{-2}$·s$^{-1}$), 同时测量其最大荧光值, 连续测量 1 h。$NPQ_F$ 计算公式如下:

$$NPQ_F=(F_m-F_{mr})/F_{mr} \quad (9)$$

$$NPQ_S=NPQ-NPQ_F \quad (10)$$

式中: $F_{mr}$ 为弛豫平衡后的最大荧光值。

#### 1.2.3　光合色素含量测定

参照 Cambrollé[30]的方法, 在测定完气体交换参数后, 取同一叶片, 去叶脉称取 0.5 g, 加入 10 mL 80% 的丙酮溶液, 充分浸提后过滤, 取上清 1 mL, 再加入 2 mL 丙酮溶液, 在 663 nm 和 646 nm 下测定溶液吸光值, 按照 Lichtenthaler 的方法[31]计算叶绿素 a ($Chl_a$)、叶绿素 b ($Chl_b$)和总叶绿素($Chl_{a+b}$)的含量。

### 1.3　统计分析

所有数据用 DPS 7.55 软件进行统计分析。

## 2　结果与分析

### 2.1　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花生长的影响

如表 2 所示, 两年的试验结果趋势一致, 棉花各生育期的株高、果枝总长以及子叶节茎粗均随着 UV-B 辐射的增强呈下降趋势, 表明 UV-B 辐射增强对棉花茎干的纵向伸长和横向增粗均有抑制作用; 但除苗期的 U2 处理外, 各处理不同生育期节数均未发生显著变化, 说明 UV-B 辐射增强对茎干伸长的抑制作用主要是由于节间变短造成的。棉花的叶片生长受到 UV-B 辐射增强的抑制, LAI 在不同年份均随 UV-B 辐射的增强而显著降低。从抑制程度看, 棉花苗期对 UV-B 辐射更为敏感, U2 处理下棉花 LAI 在 2012 年和 2013 年的苗期(6 月 5 日)分别比 U0 降低 56.6%和 48.3%, 而在吐絮期(8 月 25 日)则分别降低 39.4%和 30.3%。

### 2.2　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花干物质积累和产量的影响

两年的干物质积累和分配结果如表 3 所示。随着 UV-B 辐射的增强, 棉花地上部与根系干物质量均显著减少, 根冠比则有所提高, 表明 UV-B 辐射增强对棉花地上部的抑制作用大于根系。相对生长速率(PGR)表示植株的生长能力。由表 3 看出, 各处理下棉花的 PGR 均随着生育期的推进逐渐降低, 在棉花生育前期, PGR 显著受到 UV-B 增强的抑制, 但在进入花铃期以后(8 月 5 日)反而随 UV-B 的增强而提高。这可能是由于 UV-B 增强条件下棉株结铃少后期营养生长旺盛造成的。3 年的棉花籽棉产量结果表现一致, 均随着 UV-B 辐射的增强而显著降低。从产量构成因素看, 单铃重与单株铃数均有随 UV-B 辐射增强而降低的趋势(表 4)。

### 2.3　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花气体交换参数的影响

如图 1 所示, 在各生育期, 棉花主茎功能叶的 $P_n$ 随 UV-B 辐射的增强而显著降低, 但 $G_s$ 和 $T_r$ 未发生显著变化, $C_i$ 则与 $P_n$ 变化相反, 随 UV-B 辐射的增强有升高趋势。UV-B 辐射增强对 $P_n$ 的抑制在生育前高于中后期, 蕾期(6 月 24 日)U1 和 U2 处理棉花 $P_n$ 分别比对照降低 15.0%和 56.4%, 到初花期(7 月 15 日)则分别降低 9.0%和 22.9%。

### 2.4　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花叶片光合色素含量与组成的影响

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素。U1 处理下, 棉花主茎功能叶中 $Chl_a$ 和 $Chl_b$ 含量均略有升高, $Chl_a/Chl_b$ 值没有显著差异; 而 U2 处理下 $Chl_a$ 和 $Chl_b$ 含量显著下降, $Chl_a/Chl_b$ 比值显著降低(表 5)。

### 2.5　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花主茎功能叶叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光是光合作用的探针, 通过对荧光参数的测定和分析, 可以了解植物光合作用响应环境的变化及影响机制[32]。各处理下棉花主茎功能叶的叶绿素荧光参数结果显示(图 2), $F_v/F_m$、$\Phi_{PSII}$、ETR 和 $qP$ 均随 UV-B 辐射的增强而降低, 而 NPQ 则显著升高。从变化幅度来看, 各处理的叶绿素荧光参数均随着 UV-B 辐射处理时间的延长, 差异逐渐减小, 以 $\Phi_{PSII}$ 为例, 蕾期(6 月 24 日)U1 和 U2 处理分别比

表 2 不同程度 UV-B 辐射增强对不同生育期棉花生长的影响
Table 2 Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on cotton growth at different growth stages

| 年份 Year | 生育期 Growth stage | 处理 Treatment | 株高 Plant height (cm) | 果枝总长 Overall length of fruit branches (cm) | 节数 Node number | 子叶节茎粗 Stem diameter of cotyledonay node (cm) | LAI |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2012 | 苗期 Seedling stage | U0 | 27.3±1.3j | — | 8.5±0.8c | 0.471±0.031g | 0.43±0.05h |
| | | U1 | 24.5±1.2k | — | 7.0±0.8c | 0.327±0.024h | 0.31±0.03i |
| | | U2 | 19.0±2.7l | — | 6.7±0.6d | 0.269±0.032i | 0.18±0.02j |
| | 蕾期 Bud stage | U0 | 66.6±2.9fg | 148.4±12.6h | 12.6±0.6b | 1.142±0.044e | 1.20±0.16f |
| | | U1 | 58.5±4.2h | 112.0±18.0i | 12.0±0.9b | 1.020±0.052f | 0.87±0.10g |
| | | U2 | 43.8±5.0i | 64.5±15.3j | 11.7±1.0b | 0.920±0.069f | 0.45±0.02h |
| | 盛花期 Full-bloom stage | U0 | 84.5±3.5bc | 326.0±20.6de | 19.1±1.0a | 1.543±0.041ab | 3.22±0.26d |
| | | U1 | 76.5±3.4de | 272.1±16.7f | 18.6±0.8a | 1.458±0.062bc | 2.54±0.18e |
| | | U2 | 62.0±7.4gh | 189.5±21.6g | 18.5±1.2a | 1.264±0.103de | 1.90±0.11f |
| | 盛铃期 Full-boll stage | U0 | 85.2±4.2bc | 417.4±16.5b | 18.7±1.0a | 1.662±0.094a | 4.58±0.38a |
| | | U1 | 81.9±3.7bcd | 373.5±19.9c | 19.1±0.6a | 1.638±0.083a | 3.97±0.16bc |
| | | U2 | 72.0±5.1ef | 310.8±15.2e | 18.2±0.8a | 1.442±0.064c | 2.44±0.27e |
| | 吐絮期 Boll opening stage | U0 | 97.7±5.2a | 478.9±26.3a | 19.1±1.1a | 1.658±0.081a | 4.20±0.38ab |
| | | U1 | 87.2±3.2b | 454.0±18.1a | 18.2±0.9a | 1.588±0.096ab | 3.46±0.31cd |
| | | U2 | 78.9±5.0cde | 341.4±14.2cd | 19.0±0.8a | 1.352±0.129cd | 2.55±0.35e |
| 2013 | 苗期 Seedling stage | U0 | 25.9±2.0h | — | 8.2±0.7c | 0.442±0.051g | 0.36±0.03h |
| | | U1 | 23.4±1.8h | — | 7.1±0.9c | 0.351±0.038h | 0.24±0.01i |
| | | U2 | 16.7±2.5i | — | 6.7±0.5d | 0.257±0.034i | 0.19±0.02j |
| | 蕾期 Bud stage | U0 | 62.8±3.5e | 129.3±9.4g | 12.7±0.8b | 1.094±0.042de | 1.66±0.13e |
| | | U1 | 55.4±3.7f | 104.6±12.4h | 12.6±0.7b | 0.993±0.051e | 1.14±0.21f |
| | | U2 | 43.9±5.8g | 75.1±17.0i | 11.9±1.3b | 0.819±0.081f | 0.73±0.05g |
| | 盛花期 Full-bloom stage | U0 | 86.1±4.6bc | 295.3±15.3d | 18.7±1.1a | 1.592±0.062b | 3.39±0.46c |
| | | U1 | 72.7±5.3d | 266.4±13.2e | 19.4±0.9a | 1.384±0.079c | 2.62±0.37d |
| | | U2 | 60.4±4.9ef | 172.7±23.9f | 18.3±1.2a | 1.139±0.101d | 2.12±0.19d |
| | 盛铃期 Full-boll stage | U0 | 89.2±3.1ab | 369.8±20.5b | 18.6±1.1a | 1.684±0.043a | 5.13±0.49a |
| | | U1 | 82.2±3.8c | 335.0±18.7bc | 18.8±1.3a | 1.601±0.039b | 4.39±0.44b |
| | | U2 | 73.6±4.1 d | 292.6±21.9de | 18.9±1.3a | 1.407±0.078c | 3.27±0.27c |
| | 吐絮期 Boll opening stage | U0 | 96.3±6.0a | 469.1±27.1a | 18.4±1.4a | 1.669±0.077ab | 4.86±0.39ab |
| | | U1 | 90.8±4.4ab | 452.8±22.4a | 18.6±1.0a | 1.614±0.091ab | 3.68±0.35c |
| | | U2 | 81.4±4.0c | 323.8±26.0cd | 19.2±1.4a | 1.424±0.069c | 3.38±0.29c |

同一年份数字标注不同字母表示差异显著($P$<0.05)。The data with different letters in the same year are significantly different ($P$ < 0.05).

表 3　不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花干物质积累和分配的影响

Table 3　Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on dry matter accumulation and distribution of cotton

| 年份 Year | 生育期 Growth period | 处理 Treatment | 根系 Roots (g) | 地上部 Aboveground part (g) | 蕾铃 Buds & bolls (g) | 总重 Total weight | 根冠比 Root cap ratio | PGR |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2012 | 苗期 Seedling stage | U0 | 1.83±0.20h | 7.42±0.76j | — | 9.25±0.87j | 0.247±0.010c | 166.7±5.4a |
| | | U1 | 1.45±0.19h | 5.35±0.69k | — | 6.80±1.04k | 0.271±0.012b | 151.3±8.9b |
| | | U2 | 1.05±0.14i | 3.25±0.47l | — | 4.30±0.72l | 0.323±0.021a | 128.4±11.9c |
| | 蕾期 Bud stage | U0 | 5.02±0.32e | 28.07±3.62h | 1.20±0.18h | 33.09±4.21h | 0.179±0.011e | 63.7±5.6d |
| | | U1 | 4.29±0.28f | 19.65±4.51i | 0.65±0.12i | 23.94±4.08i | 0.218±0.016d | 62.9±4.2d |
| | | U2 | 2.90±0.31g | 9.63±1.59j | 0.52±0.12i | 12.53±3.19j | 0.313±0.024a | 53.5±5.0e |
| | 盛花期 Full-bloom stage | U0 | 13.30±0.72c | 78.22±8.91f | 11.75±1.34e | 91.52±7.81f | 0.170±0.014e | 50.9±5.2e |
| | | U1 | 10.60±1.07d | 56.70±9.22g | 8.23±0.83f | 67.30±9.40g | 0.187±0.007e | 51.7±4.3e |
| | | U2 | 6.37±1.06e | 26.37±5.90h | 6.69±0.62g | 32.74±5.22h | 0.203±0.008d | 48.0±7.6ef |
| | 盛铃期 Full-boll stage | U0 | 19.14±0.87a | 171.08±10.93b | 52.52±4.95b | 190.22±8.01b | 0.112±0.009gh | 36.6±3.7g |
| | | U1 | 17.21±1.00b | 130.17±7.20d | 36.41±4.17c | 147.38±10.97d | 0.132±0.008f | 39.2±4.2fg |
| | | U2 | 12.50±1.47cd | 85.47±12.33f | 27.54±4.08d | 97.97±13.14f | 0.146±0.008f | 54.8±8.4de |
| | 吐絮期 Boll opening stage | U0 | 19.22±0.66a | 189.97±14.96a | 71.28±6.91a | 209.19±11.20a | 0.101±0.004h | 4.8±0.7i |
| | | U1 | 17.02±1.21b | 149.78±9.77c | 55.04±5.40b | 166.80±8.15c | 0.114±0.005g | 6.2±0.7i |
| | | U2 | 12.81±1.12c | 115.55±7.01e | 42.51±6.22c | 128.36±7.52e | 0.111±0.007gh | 13.5±2.2h |
| 2013 | 苗期 Seedling stage | U0 | 1.66±0.16i | 5.78±0.86k | — | 7.44±0.61k | 0.287±0.026b | 164.0±6.9a |
| | | U1 | 1.54±0.17i | 4.15±0.80k | — | 5.69±0.75l | 0.371±0.041a | 150.6±7.1b |
| | | U2 | 1.11±0.16j | 2.87±0.46l | — | 3.98±0.40m | 0.387±0.038a | 132.7±9.4c |
| | 蕾期 Bud stage | U0 | 5.03±0.31f | 33.95±4.27h | 2.36±0.38h | 38.98±4.93h | 0.148±0.007ef | 82.8±7.4d |
| | | U1 | 4.25±0.41g | 22.78±4.10i | 0.81±0.10i | 27.03±4.26i | 0.187±0.016cd | 77.9±4.8d |
| | | U2 | 2.56±0.33h | 13.20±3.45j | 0.52±0.07i | 15.76±3.41j | 0.194±0.027c | 68.8±5.9e |
| | 盛花期 Full-bloom stage | U0 | 11.75±1.21cd | 86.03±7.46f | 9.87±1.48f | 97.78±7.58f | 0.137±0.009fgh | 46.0±3.6f |
| | | U1 | 8.51±0.94e | 59.65±6.90g | 7.61±1.90fg | 68.16±5.43g | 0.143±0.004fg | 46.2±4.8f |
| | | U2 | 5.19±0.47f | 32.28±5.01h | 5.77±1.22g | 37.47±5.16h | 0.161±0.012de | 43.3±4.0fg |
| | 盛铃期 Full-boll stage | U0 | 19.36±2.06b | 195.36±16.74b | 61.03±3.29b | 214.72±22.74b | 0.099±0.006j | 39.3±3.1gh |
| | | U1 | 13.87±1.43c | 128.16±10.82d | 35.41±4.97d | 142.03±11.02d | 0.108±0.006ij | 36.7±3.2h |
| | | U2 | 9.22±1.64de | 75.50±8.40f | 24.85±4.07e | 84.72±9.27f | 0.122±0.013hi | 40.8±6.3fgh |
| | 吐絮期 Boll opening stage | U0 | 24.91±2.24a | 268.41±36.01a | 73.93±5.63a | 293.32±14.94a | 0.093±0.013j | 15.6±2.2i |
| | | U1 | 18.74±3.30b | 151.82±11.42c | 52.47±4.32c | 170.56±13.70c | 0.123±0.010hi | 9.2±1.5j |
| | | U2 | 13.50±1.66c | 105.24±11.94e | 38.21±6.84d | 118.74±8.16e | 0.128±0.011gh | 16.9±2.8i |

地上部干重为棉花茎、叶和蕾铃的干物质重之和。同一年份数字标注不同字母表示差异显著($P$<0.05)。Dry matter of the aboveground part is the total dry weight of stems, leaves, buds and bolls. The data with different letters in the same year are significantly different ($P$ < 0.05).

表 4 不同程度 UV-B 辐射增强对棉花籽棉产量及其构成因素的影响

Table 4 Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on seed cotton yields and its components

| 年份 Year | 处理 Treatment | 单铃重 Single boll weight (g) | 单株铃数 Boll number per plant | 籽棉产量 Seed cotton yield ($kg \cdot hm^{-2}$) |
|---|---|---|---|---|
| 2012 | U0 | 5.42±0.11a | 18.8±1.8a | 5 184.4±122.5a |
| | U1 | 4.95±0.24b | 16.4±1.4a | 4 140.6±172.7b |
| | U2 | 4.47±0.21c | 14.0±1.1a | 3 201.1±229.3c |
| 2013 | U0 | 5.40±0.14a | 17.7±1.7a | 4 887.0±167.2a |
| | U1 | 4.68±0.23b | 14.9±1.2a | 3 547.9±199.3b |
| | U2 | 4.48±0.21b | 12.9±0.7b | 2 942.8±267.1c |
| 2014 | U0 | 5.44±0.20a | 18.4±1.5a | 5 098.0±137.5a |
| | U1 | 5.02±0.17b | 14.3±1.3b | 3 652.7±173.1b |
| | U2 | 4.64±0.17c | 12.6±1.6b | 2 981.1±180.7c |

同一年份数字标注不同字母表示差异显著($P<0.05$)。The data with different letters in the same year are significantly different ($P < 0.05$).

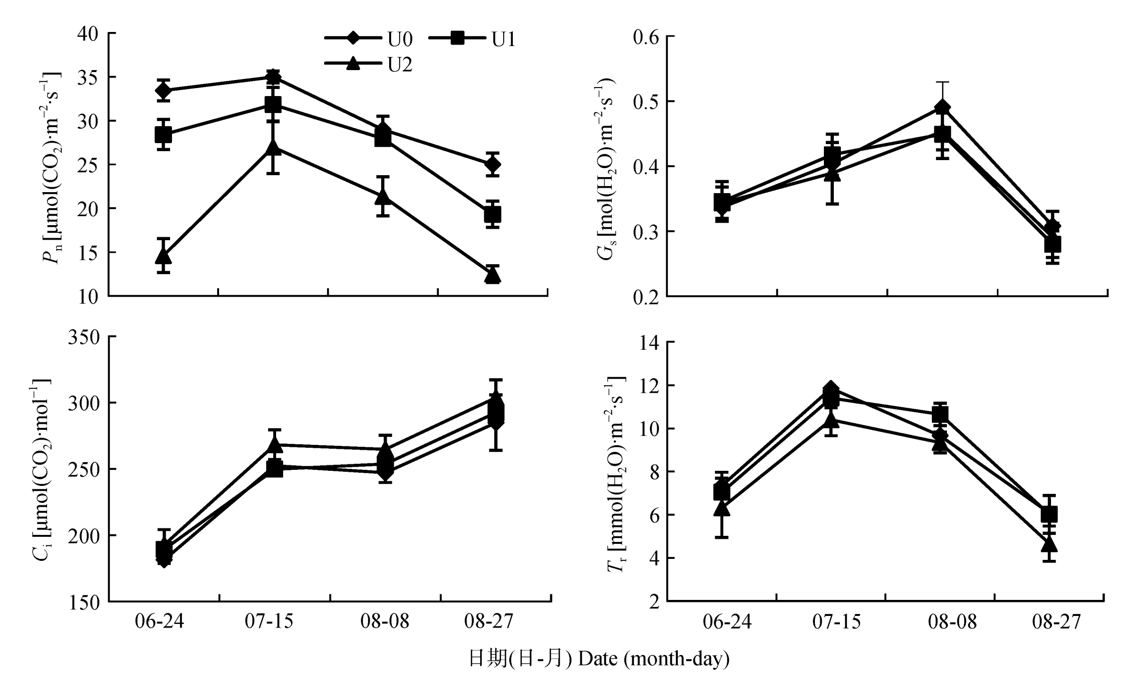



图 1 不同程度 UV-B 辐射增强对棉花主茎功能叶气体交换参数的影响

Fig. 1 Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on gas exchange parameters of functional leaves on cotton main stem

$P_n$: 净光合速率; $G_s$: 气孔导度; $C_i$: 胞间 $CO_2$ 浓度; $T_r$: 蒸腾速率。$P_n$: net photosynthetic rate; $G_s$: stomatal conductance; $C_i$: intercellular $CO_2$ concentration; $T_r$: transpiration rate.

对照降低 24.1%和 29.5%, 盛花期(7 月 15 日)降低 3.4%和 12.9%, 而到盛铃期(8 月 8 日)U1 处理与对照已无显著差别, U2 也只降低了 6.2%。这一结果表明棉花生育前期对 UV-B 辐射增强更为敏感。

植物叶片的暗弛豫动力学测定可以分析NPQ变化的机制。根据净光合速率和叶绿素荧光参数的测定结果, 选取棉花对 UV-B 辐射增强最为敏感的蕾期(6 月 24 日), 对不同 UV-B 辐射处理下主茎功能叶片进行了暗弛豫动力学分析, 结果如表 6 所示。UV-B 增强条件下, 棉花主茎功能叶 $NPQ_F$ 显著增大, 但 U1 处理高于 U2 处理; 而 $NPQ_S$ 则随 UV-B 的增强而大幅提高, U1 和 U2 处理分别比对照提高 2.48 倍和 8.87 倍。从组成比例看, $NPQ_F$ 占 NPQ 的比例随着 UV-B 辐射的增强而降低, $NPQ_S$ 的比例则随着 UV-B 辐射的增强而显著提高。

**2.6** 不同 **UV-B** 辐射强度下棉花叶片光合特征参数的相关性分析

不同 UV-B 辐射强度下, 棉花叶片的气体交换参

表 5 不同程度 UV-B 辐射增强对棉花叶片叶绿素含量及组成的影响

Table 5 Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on chlorophyll content and composition of cotton leaves

$mg \cdot g^{-1}$(FW)

| 生育期 Growth period | 处理 Treatment | $Chl_a$ | $Chl_b$ | $Chl_{a+b}$ | $Chl_a/Chl_b$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 蕾期 Bud stage | U0 | 1.395±0.048bc | 0.252±0.010ef | 1.647±0.048cd | 5.54±0.24b |
| | U1 | 1.475±0.055b | 0.264±0.017e | 1.739±0.060bc | 5.59±0.37b |
| | U2 | 1.028±0.070f | 0.218±0.016gh | 1.246±0.092g | 4.72±0.56cd |
| 盛花期 Full-bloom stage | U0 | 1.475±0.047b | 0.230±0.012fg | 1.705±0.059bcd | 6.41±0.23a |
| | U1 | 1.620±0.076a | 0.248±0.014ef | 1.868±0.063a | 6.53±0.37a |
| | U2 | 1.184±0.055e | 0.206±0.011h | 1.390±0.043f | 5.75±0.41b |
| 盛铃期 Full-boll stage | U0 | 1.466±0.077b | 0.297±0.009bc | 1.762±0.054b | 4.94±0.23c |
| | U1 | 1.595±0.061a | 0.326±0.009a | 1.922±0.092a | 4.89±0.41c |
| | U2 | 1.219±0.104de | 0.290±0.016cd | 1.508±0.073e | 4.21±0.49d |
| 吐絮期 Boll opening stage | U0 | 1.304±0.059cd | 0.301±0.013bc | 1.605±0.049cde | 4.34±0.32d |
| | U1 | 1.396±0.061bc | 0.319±0.014ab | 1.715±0.071bcd | 4.38±0.44cd |
| | U2 | 0.907±0.067g | 0.272±0.015de | 1.179±0.089g | 3.33±0.36e |

不同字母表示差异显著($P<0.05$)。The data with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

表 6 不同 UV-B 辐射强度下棉花叶片 NPQ 组成分析

Table 6 NPQ component of cotton leaves in different UV-B radiation intensities

| 处理 Treatment | NPQ | $NPQ_F$ | $NPQ_F$/NPQ (%) | $NPQ_S$ | $NPQ_S$/NPQ (%) |
|---|---|---|---|---|---|
| U0 | 0.778±0.069c | 0.652±0.036c | 83.8 | 0.126±0.023c | 16.2 |
| U1 | 1.766±0.102b | 1.327±0.083a | 75.2 | 0.439±0.038b | 24.8 |
| U2 | 2.065±0.156a | 0.821±0.066b | 39.8 | 1.244±0.109a | 60.2 |

NPQ：非光化学淬灭系数；$NPQ_F$：快速弛豫 NPQ；$NPQ_S$：缓慢弛豫 NPQ。不同字母表示差异显著($P<0.05$)。NPQ: non-photochemical quenching; $NPQ_F$: rapidly relaxing NPQ; $NPQ_S$: slowly relaxing NPQ. The data with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

表 7 不同 UV-B 辐射强度下棉花叶片光合特征参数的相关性分析

Table 7 Correlation analysis of cotton leaf photosynthetic parameters in different UV-B radiation intensities

| 参数 parameters | $G_s$ | $C_i$ | $T_r$ | $F_v/F_m$ | $\Phi_{PSII}$ | $qP$ | ETR | NPQ | $Chl_{a+b}$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $P_n$ | 0.084 | 0.118 | 0.529 | 0.845** | 0.830** | 0.901** | 0.832** | –0.854** | 0.708* |
| $G_s$ | | 0.775* | 0.624 | 0.242 | 0.316 | 0.066 | 0.259 | –0.309 | 0.422 |
| $C_i$ | | | 0.857** | –0.054 | 0.447 | 0.350 | 0.425 | –0.409 | 0.175 |
| $T_r$ | | | | 0.330 | 0.757* | 0.706* | 0.749* | –0.729* | 0.486 |
| $F_v/F_m$ | | | | | 0.661 | 0.583 | 0.640 | –0.696* | 0.806** |
| $\Phi_{PSII}$ | | | | | | 0.904** | 0.997** | –0.997** | 0.512 |
| $qP$ | | | | | | | 0.921** | –0.904** | 0.488 |
| ETR | | | | | | | | –0.993** | 0.494 |
| NPQ | | | | | | | | | –0.553 |

$P_n$：净光合速率；$G_s$：气孔导度；$C_i$：胞间 $CO_2$ 浓度；$T_r$：蒸腾速率。$F_v/F_m$：PS II 的最大光化学量子产率；$\Phi_{PSII}$：PS II 的实际光化学量子效率；$qP$：光化学淬灭系数；ETR：线性电子传递速率；NPQ：非光化学淬灭系数。*：相关性达 0.05 显著水平；**：相关性达 0.01 显著水平。$P_n$: net photosynthetic rate; $G_s$: stomatal conductance; $C_i$: intercellular $CO_2$ concentration; $T_r$: transpiration rate; $F_v/F_m$: maximum quantum efficiency of PS II photochemistry; $\Phi_{PSII}$: PS II operating efficiency; $qP$: photochemical quenching; ETR: linear electron transport rate; NPQ: non-photochemical quenching. *: correlation significant at 0.05 level; **: correlation significant at 0.01 level.

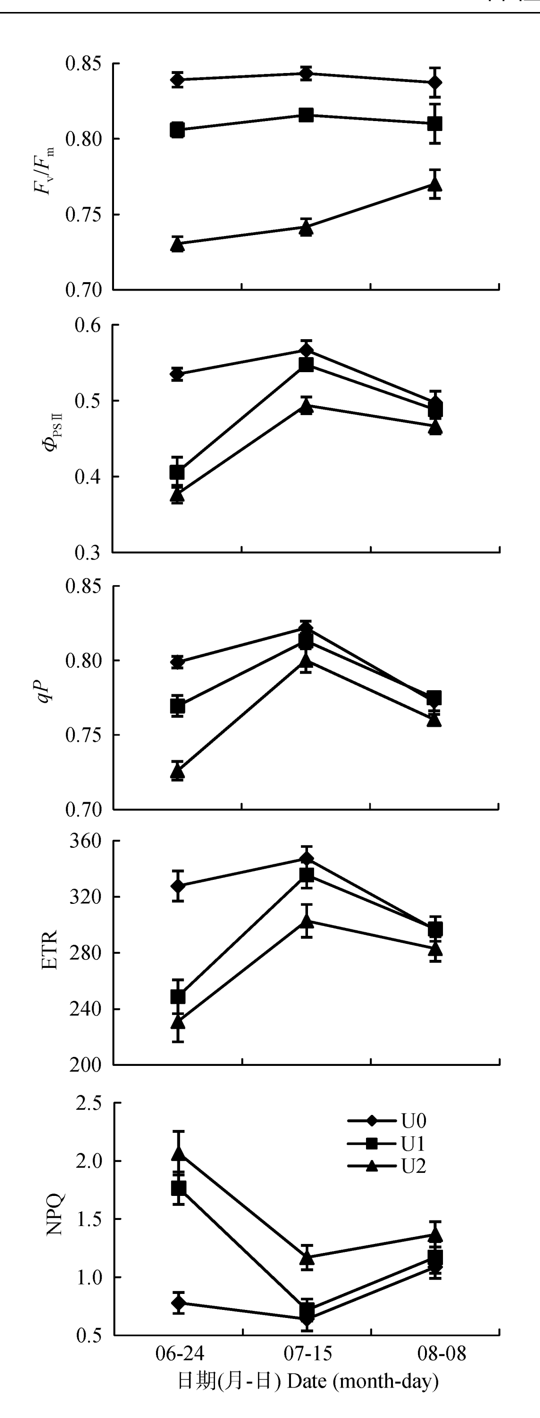



图 2 不同程度 **UV-B** 辐射增强对棉花主茎功能叶叶绿素荧光参数的影响

Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation at different levels on chlorophyll fluorescence parameters of functional leaves of cotton main stem

$F_v/F_m$: PSⅡ的最大光化学量子产率, 反映 PSⅡ的潜在量子效率; $\Phi_{PSII}$: PSⅡ的实际光化学量子效率, 反映被用于光化学途径激发能占进入 PSⅡ总激发能的比例; *qP*: 光化学淬灭系数, 反映 PSⅡ反应中心的开放程度; ETR: 线性电子传递速率, 代表了植物叶片的总光合速率; NPQ: 非光化学淬灭系数, 反映了植物热耗散的能力。$F_v/F_m$: maximum quantum efficiency of PSⅡ photochemistry, reflecting the intrinsic efficiency of PSⅡ; $\Phi_{PSII}$: PSⅡ operating efficiency, reflecting the proportion of absorbed light that is actually used in PSⅡ photochemistry; *qP*: photochemical quenching, reflecting the open proportion of PSⅡ reaction center; ETR: linear electron transport rate, an indicator of overall photosynthesis of plant leaf; NPQ: non-photochemical quenching, reflecting the rate of heat loss from PSⅡ.

数与叶绿素含量、叶绿素荧光参数的相关关系如表 7 所示。$P_n$ 与 *qP* 相关系数最高, 达 0.901, 与其他叶绿素荧光参数的相关系数也达 0.83 以上, 且均达 0.01 显著水平; 其次是 $Chl_{a+b}$, 与 $P_n$ 相关系数为 0.708, 达 0.05 显著水平; $P_n$ 与其他气体交换参数($G_s$、$C_i$ 和 $T_r$)间无显著相关性。

## 3 讨论

### 3.1 UV-B 辐射增强抑制棉花生长

UV-B 辐射增强是全球环境变化的重要问题之一, 对植物的形态、生长发育、生理代谢、干物质积累和产量[33-35]等产生多方面的影响。本研究结果表明, UV-B 辐射增强抑制了棉花茎秆的伸长和增粗, LAI 显著减小, 生长减缓, 这与在丹参[12]、拟南芥[7]、向日葵(*Helianthus annuus* L.)[36]、小麦(*Triticum aestivum* L.)[37]、豌豆[38]等作物上的研究结果一致。叶片是作物进行光合作用的主要器官, 叶面积与作物的生物量间存在显著正相关关系[4]。UV-B 辐射增强引起的叶面积减少, 必然影响棉花的干物质积累与产量形成。

### 3.2 UV-B 辐射增强导致棉花叶片净光合速率下降, 叶绿素含量降低

光合作用为绿色植物提供物质和能量, 是植物生长发育的基础。叶片光合速率的高低是决定作物物质生产能力的主要因素之一。本研究表明, 棉花主茎功能叶的 $P_n$ 随 UV-B 辐射的增强而减小, $G_s$ 未发生显著变化, $C_i$ 反而升高, 表明 $P_n$ 的降低并非由气孔开度变化造成。Jansen 等[39]研究发现, UV-B 辐射增强并不会引起气孔的打开或闭合, 而是造成保卫细胞丧失开合的调节能力。因此, UV-B 辐射增强所引起的 $P_n$ 下降, 与气孔开度无关, 而主要由非气孔限制因素造成[40-41]。本研究中不同 UV-B 辐射强度下棉花叶片的 $P_n$ 与 $G_s$ 和 $C_i$ 间无显著相关性也验证了这一结论。

叶绿素是光合有效辐射的主要吸收色素, 其含量与组成对植物的光合作用与同化机能产生重要影响[42]。但叶绿素对 UV-B 辐射极为敏感, 叶绿体类囊体膜与垛叠结构极易受到UV-B辐射增强的破坏[43]。本研究中, 在 UV-B 辐射增强 40%的条件下, $Chl_a$ 与 $Chl_b$ 含量以及 $Chl_a/Chl_b$ 均显著下降。叶绿素含量的减少直接降低叶片对光能的吸收效率和传递速率, 干扰光能在 PSⅡ与 PSⅠ间的分配和转换, 抑制物质合成[44]。$Chl_a/Chl_b$ 反映了叶绿体类囊体膜的稳定性[45], $Chl_a/Chl_b$ 越小, 类囊体膜垛叠越松散, 光化学活性也越低[46]。UV-B 辐射增强条件下 $Chl_a/Chl_b$ 比值降低,

表明叶绿体结构的稳定性和光合磷酸化活性下降，光合作用受到不利影响。

### 3.3 UV-B 辐射增强导致的光合速率下降与 PS II 反应中心受损密切相关

在影响植物光合作用的诸多非气孔限制因素中，PS II 的光化学活性最易受到 UV-B 辐射的干扰[8]。本研究证明，不同 UV-B 辐射强度下，$P_n$ 变化与叶绿素荧光参数间存在极显著相关关系，$P_n$ 的高低与 PS II 的光化学活性密切相关。PS II 的状态与活性能够通过分析叶绿素荧光诱导动力学参数获得，反映植物对光能的吸收、传递、耗散与分配，揭示光合速率变化的内在机制[47]。$F_v/F_m$ 代表 PS II 原初光能转换效率[48]，一般稳定在 0.83 左右[49]。UV-B 辐射增强条件下，棉花叶片 $F_v/F_m$ 降低，表明 PS II 活性受到胁迫影响发生抑制，且 UV-B 辐射增强越多，抑制程度越高。同时，$\Phi_{PSII}$、ETR 和 $qP$ 均随 UV-B 辐射强度的增加而减小，表明 PS II 的光能转换效率减小，类囊体膜上电子传递链的传递速率减慢，反应中心逐渐关闭, PS II 光化学活性降低。

植物在逆境环境下会发生光抑制现象，产生的过剩光能会以热耗散的形式猝灭，以保护光合元件免受逆境胁迫的损伤。NPQ 与 PS II 的热耗散呈线性正相关[50]。本研究中，棉花叶片 NPQ 随 UV-B 辐射的增强而增大，表明 UV-B 辐射增强条件下过剩的光能不断增加，用于光合作用的激发能比例降低。一般认为，高等植物 NPQ 可以分为两部分：高能态猝灭(hight energy state quenching, $qE$)和光抑制猝灭(photoinhibitory quenching, $qI$)[28]。前者与黄素循环的能量耗散有关，是植物响应胁迫的一种光保护机制[51]，可用暗弛豫动力学中的 $NPQ_F$ 表示；后者与 PS II 反应中心 D1 蛋白的受损情况有关，可用 $NPQ_S$ 表示。本研究结果显示，U1 处理下 $NPQ_F$ 与 $NPQ_S$ 均升高，$NPQ_F$ 为 NPQ 的主要组分；而在 U2 处理下 $NPQ_S$ 较 U1 处理显著提高，成为 NPQ 升高的主要因素。这表明，小幅提高 UV-B 辐射，棉花主要依靠主动的高能态猝灭来消耗过剩光能，以保护棉花的光合器官免受损伤；而在大幅提高 UV-B 辐射条件下，棉花高能态猝灭能力下降，PS II 反应中心遭到破坏成为引起叶片光抑制的主要原因。

### 3.4 UV-B 增强的生物学效应受试验条件和棉花生育时期的影响

不同培养条件下，UV-B 增强对棉花的影响结果存在差异。侍福梅等[52]在培养箱中对棉花幼苗进行 UV-B 辐射处理，仅在 0.32 $kJ \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ 的 UV-B 辐射强度下照射 1.5 h，棉花叶片萎蔫严重，叶片细胞死亡，而本研究 U2 处理下(在 1.53~2.24 $kJ \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ UV-B 强度下每天连续照射 8 h)棉花叶片仍能进行光合作用，说明温室低 PAR 条件使植株对 UV-B 辐射更为敏感。本研究还发现，棉花的茎、叶生长，叶片净光合速率以及叶绿素荧光参数均表现出前期抑制程度大于后期，表明棉花不同生长阶段对 UV-B 辐射的响应存在差异，幼苗对 UV-B 辐射增强更为敏感。

## 4 结论

综上所述，在大田条件下，全生育期 UV-B 辐射增强会对棉花生长、干物质积累、光合作用、PS II 反应中心光化学效率以及产量形成产生抑制作用，UV-B 辐射强度越高，抑制程度越大；叶绿素含量则表现为随着 UV-B 辐射的增强先升高后降低。UV-B 辐射增强引起的光合速率下降主要由非气孔限制因素造成，与 PS II 反应中心遭到破坏所导致的光化学活性下降有关。

## 参考文献 References


[1] Kerr J B, McElroy C T. Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion[J]. Science, 1993, 262(5136): 1032–1034

[2] 倪郁，宋超，李加纳. UV-B 辐射增强对拟南芥表皮蜡质的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(5): 1505–1512
Ni Y, Song C, Li J N. Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on epicuticular wax in *Arabidopsis thaliana*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(5): 1505–1512

[3] Taalas P, Kaurola J, Kylling A, et al. The impact of greenhouse gases and halogenated species on future solar UV radiation doses[J]. Geophysical Research Letters, 2000, 27(8): 1127–1130

[4] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: A review[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 120(1/4): 191–218

[5] Tripathi R, Sarkar A, Rai S P, et al. Supplemental ultraviolet-B and ozone: Impact on antioxidants, proteome and genome of linseed (*Linum usitatissimum*, L. cv. Padmini)[J]. Plant Biology, 2011, 13(1): 93–104

[6] Strid Å. Alteration in expression of defence genes in *Pisum sativum* after exposure to supplementary ultraviolet-B radiation[J]. Plant & Cell Physiology, 1993, 34(6): 949–953

[7] 韩雯，韩榕. 不同时间的 UV-B 辐射对拟南芥幼苗生长的影响[J]. 植物学报, 2015, 50(1): 40–46
Han W, Han R. Effect of different times of UV-B radiation on seedling growth of *Arabidopsis thaliana*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2015, 50(1): 40–46

[8] Bhandari R R, Sharma P K. Photosynthetic and biochemical characterization of pigments and UV-absorbing compounds in *Phormidium tenue* due to UV-B radiation[J]. Journal of Applied Phycology, 2011, 23(2): 283–292

[9] Karsten U, Dummermuth A, Hoyer K, et al. Interactive effects of ultraviolet radiation and salinity on the ecophysiology of two Arctic red algae from shallow waters[J]. Polar Biology, 2003, 26(4): 249–258

[10] Allen D J, Mckee I F, Farage P K, et al. Analysis of limitations to $CO_2$ assimilation on exposure of leaves of two *Brassica napus* cultivars to UV-B[J]. Plant Cell & Environment, 1997, 20(5): 633–640

[11] Ambasht N K, Agrawal M. Physiological and biochemical responses of *Sorghum vulgare* plants to supplemental ultraviolet-B radiation[J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(7): 1290–1294

[12] 刘景玲, 齐志鸿, 郝文芳, 等. UV-B 辐射和干旱对丹参生长和叶片中酚酸类成分的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(14): 4642–4650
Liu J L, Qi Z H, Hao W F, et al. The effects of drought and UV-B radiation on the growth and the phenolic compounds of the *Salvia miltiorrhiza* Bunge leaf[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(14): 4642–4650

[13] Mohammed A R, Tarpley L. Morphological and physiological responses of nine southern U.S. rice cultivars differing in their tolerance to enhanced ultraviolet-B radiation[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 70(2/3): 174–184

[14] 吴能表, 洪鸿. 细胞内 IP3-$Ca^{2+}$途径对 UV-B 辐射下玉米幼苗光合特性的调控机制[J]. 作物学报, 2013, 39(2): 373–379
Wu N B, Hong H. Regulation mechanism of intracellular IP3-$Ca^{2+}$ on photosynthesis in maize seedlings under UV-B stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(2): 373–379

[15] 常阿丽, 毛晓芳, 韩榕. He-Ne 激光和增强 UV-B 辐射对小麦幼苗叶绿素荧光和 Rubisco 活化酶的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(9): 1823–1829
Chang A L, Mao X F, Han R. Effects of He-Ne laser and UV-B radiation on chlorophyll fluorescence and Rubisco activase of wheat leaves[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(9): 1823–1829

[16] Schmidt É C, dos Santos R W, de Faveri C, et al. Response of the agarophyte *Gelidium floridanum* after in vitro exposure to ultraviolet radiation B: Changes in ultrastructure, pigments, and antioxidant systems[J]. Journal of Applied Phycology, 2012, 24(6): 1341–1352

[17] Booij-James I S, Dube S K, Jansen M A K, et al. Ultraviolet-B radiation impacts light-mediated turnover of the photosystem Ⅱ reaction center heterodimer in *Arabidopsis* mutants altered in phenolic metabolism[J]. Plant Physiology, 2000, 124(3): 1275–1284

[18] Nogués S, Allen D J, Morison J I L, et al. Ultraviolet-B radiation effects on water relations, leaf development, and photosynthesis in droughted pea plants[J]. Plant Physiology, 1998, 117(1): 173–181

[19] Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat[J]. Plant Cell & Environment, 2001, 24(12): 1337–1344

[20] 董铭, 李海涛, 廖迎春, 等. 大田条件下模拟 UV-B 辐射滤减对水稻生长及内源激素含量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 122–125
Dong M, Li H T, Liao Y C, et al. Influences of reduced UV-B radiation on growth and endogenesis hormone contents of rice (*Oryza sativa* L.) under field conditions[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2006, 14(3): 122–125

[21] 王燕, 李茂营, 张明才, 等. 增强 UV-B 辐射对棉花幼苗氮代谢生理特性的影响[J]. 棉花学报, 2013, 25(6): 525–532
Wang Y, Li M Y, Zhang M C, et al. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on physiological characteristics of nitrogen metabolism in cotton seedlings (*Gossypium hirsutum* L.)[J]. Cotton Science, 2013, 25(6): 525–532

[22] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Effects of ultraviolet-B radiation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology and anatomy[J]. Annals of Botany, 2003, 91(7): 817–826

[23] Reddy K R, Kakani V G, Zhao D, et al. Cotton responses to ultraviolet-B radiation: Experimentation and algorithm development[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2003, 120(1/4): 249–265

[24] 宋玉芝, 郑有飞, 万长建, 等. 紫外线辐射增加对棉花生长的影响[J]. 南京气象学院学报, 1999, 22(2): 269–273
Song Y Z, Zheng Y F, Wan C J, et al. Impact of intensified ultraviolet on cotton growth[J]. Journal of Nanjing Institute of Meteorology, 1999, 22(2): 269–273

[25] 王进, 张静, 樊新燕, 等. 干旱区 UV-B 辐射增强对棉花生理、品质和产量的影响[J]. 棉花学报, 2010, 22(2): 125–131
Wang J, Zhang J, Fan X Y, et al. The effect of enhanced UV-B radiation on the physiological indicator, quality and yield of cotton[J]. Cotton Science, 2010, 22(2): 125–131

[26] 李强, 马晓君, 程秋博, 等. 氮肥对不同耐低氮性玉米品种花后物质生产及叶片功能特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2016, 24(1): 17–26
Li Q, Ma X J, Cheng Q B, et al. Effects of nitrogen fertilizer on post-silking dry matter production and leaves function characteristics of low-nitrogen tolerance maize[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(1): 17–26

[27] Haapala J K, Mörsky S K, Saarnio S, et al. Long-term effects of elevated UV-B radiation on photosynthesis and ultrastructure of *Eriophorum russeolum* and *Warnstorfia exannulata*[J]. Science of the Total Environment, 2010, 409(2): 370–377

[28] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings[J]. Oecologia, 1996, 109(1): 41–48

[29] Griffiths H, Maxwell K. In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads?[J]. Functional Ecology, 1999, 13(1): 15–23

[30] Cambrollé J, Mateos-Naranjo E, Redondo-Gómez S, et al. Growth, reproductive and photosynthetic responses to copper in the yellow-horned poppy, *Glaucium flavum* Crantz[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 71(1): 57–64

[31] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes[J]. Methods in Enzymology,

1987, 148: 350–382
[32] Murchie E H, Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13): 3983–3998
[33] Liu Q, Yao X Q, Zhao C Z, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on growth and photosynthetic responses of four species of seedlings in subalpine forests of the eastern Tibet plateau[J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 74: 151–156
[34] 方兴, 钟章成, 闫明, 等. 增强 UV-B 辐射与不同水平氮素对谷子[*Setaria italica* (L.) Beauv.]叶片保护物质及保护酶的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 284–291
Fang X, Zhong Z C, Yan M, et al. Effects of enhanced UV-B radiation and different nitrogen conditions on protective matter and protective enzymes in millet (*Setaria italica* (L.) Beauv.) leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 284–291
[35] Chimphango S B M, Musil C F, Dakora F D. Response of purely symbiotic and $NO_3$-fed nodulated plants of *Lupinus luteus* and *Vicia atropurpurea* to ultraviolet-B radiation[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(388): 1771–1784
[36] Ros J, Tevini M. Interaction of UV-radiation and IAA during growth of seedlings and hypocotyl segments of sunflower[J]. Journal of Plant Physiology, 1995, 146(3): 295–302
[37] 高天鹏, 安黎哲, 冯虎元. 增强 UV-B 辐射和干旱对不同品种春小麦生长、产量和生物量的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(6): 1933–1940
Gao T P, An L Z, Feng H Y. Effects of enhanced UV-B irradiance and drought stress on the growth, production, and biomass of spring wheat[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42(6): 1933–1940
[38] 曲颖, 王弋博, 冯虎元, 等. UV-B 辐射对豌豆伸长生长和细胞壁多糖组分的影响[J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2012, 30(5): 303–308
Qu Y, Wang Y B, Feng H Y, et al. Effects of UV-B radiation on stems elongation and cell wall polysaccharides of pea seedlings[J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2012, 30(5): 303–308
[39] Jansen M A K, Van Den Noort R E. Ultraviolet-B radiation induces complex alterations in stomatal behaviour[J]. Physiologia Plantarum, 2000, 110(2): 189–194
[40] Zhao D, Reddy K R, Kakani V G, et al. Growth and physiological responses of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) to elevated carbon dioxide and ultraviolet-B radiation under controlled environmental conditions[J]. Plant Cell & Environment, 2003, 26(5): 771–782
[41] Ziska L H, Teramura A H. $CO_2$ Enhancement of growth and photosynthesis in rice (*Oryza sativa*): Modification by increased ultraviolet-B radiation[J]. Plant Physiology, 1992, 99(2): 473–481
[42] 蔡鸿昌, 崔海信, 宋卫堂, 等. 黄瓜初花期叶片光合色素含量与颜色特征的初步研究[J]. 农业工程学报, 2006, 22(9): 34–38
Cai H C, Cui H X, Song W T, et al. Preliminary study on photosynthetic pigment content and color feature of cucumber initial bloom stage[J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(9): 34–38
[43] Caasi-Lit M, Whitecross M I, Nayudu M, et al. UV-B irradiation induces differential leaf damage, ultrastructural changes and accumulation of specific phenolic compounds in rice cultivars[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1997, 24(3): 261–274
[44] 周可金, 肖文娜, 官春云. 不同油菜品种角果光合特性及叶绿素荧光参数的差异[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(3): 316–321
Zhou K J, Xiao W N, Guan C Y. Analysis on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of siliques for different winter rapeseed varieties (*Brassica napus* L.)[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2009, 31(3): 316–321
[45] Subhan D, Murthy S D S. Senescence retarding effect of metal ions: Pigment and protein contents and photochemical activities of detached primary leaves of wheat[J]. Photosynthetica, 2001, 39(1): 53–58
[46] 刘敏, 李荣贵, 范海, 等. UV-B 辐射对烟草光合色素和几种酶的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27(2): 291–296
Liu M, Li R G, Fan H, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic pigments and some enzymes in tobacco[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(2): 291–296
[47] 师生波, 尚艳霞, 朱鹏锦, 等. 不同天气类型下 UV-B 辐射对高山植物美丽风毛菊叶片 PSⅡ光化学效率的影响分析[J]. 植物生态学报, 2011, 35(7): 741–750
Shi S B, Shang Y X, Zhu P J, et al. Effects of solar UV-B radiation on the efficiency of PSⅡ photochemistry in the alpine plant *Saussurea superba* under different weather conditions in the Qinghai-Tibet Plateau of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(7): 741–750
[48] 苏行, 胡迪琴, 林植芳, 等. 广州市大气污染对两种绿化植物叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生态学报, 2002, 26(5): 599–604
Su X, Hu D Q, Lin Z F, et al. Effect of air pollution on the chlorophyll fluorescence characters of two afforestation plants in Guangzhou[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26(5): 599–604
[49] Johnson G N, Young A J, Scholes J D, et al. The dissipation of excess excitation energy in British plant species[J]. Plant, Cell & Environment, 1993, 16(6): 673–679
[50] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*[J]. Photosynthesis Research, 1990, 25(3): 173–185
[51] Demmig-Adams B, Adams Ⅲ W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 599–626
[52] 侍福梅, 孟慧敏, 王超. 棉花响应 UV-B 辐射的信号初探[J]. 西北农业学报, 2011, 20(9): 78–82
Shi F M, Meng H M, Wang C. Research on the signals of cotton in response to UV-B radiation[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2011, 20(9): 78–82